

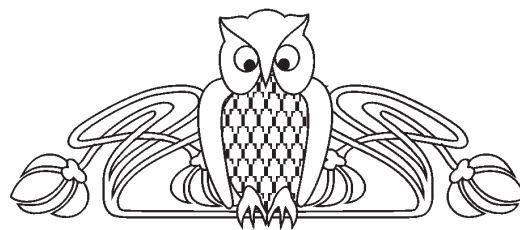


УДК 633.11: 581.4

## РОСТ И РАЗВИТИЕ СТЕБЛЯ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ СОРТОВ САРАТОВСКОЙ СЕЛЕКЦИИ

С. А. Степанов, В. Д. Сигнаевский,  
В. В. Коробко, М. Ю. Касаткин

Саратовский государственный университет  
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru



Проанализированы рост и развитие междоузлий на примере сорта Саратовская 36. Среди сортов яровой мягкой пшеницы саратовской селекции установлены различия по абсолютной и относительной длине междоузлий.

**Ключевые слова:** пшеница, междоузлие, рост, развитие, сорт.

### Growth and Development of the Stem of Spring Soft Wheat Cultivars of the Saratov Selection

S. A. Stepanov, V. D. Signaevski,  
V. V. Korobko, M. Yu. Kasatkin

Growth and development internodes on a grade example Saratov 36 are analysed. Among grades of summer soft wheat of the Saratov selection distinctions on absolute and relative length internodes are established.

**Key words:** wheat, internode, growth, development, cultivar.

Стебель пшеницы состоит из узлов и междоузлий, являющихся элементами одноименных метамеров. Их заложение происходит вследствие структурных и функциональных изменений конуса нарастания побега, образующегося в эмбриогенезе зародыша зерновки. Степень развития формирующегося зародыша зерновки в это время зависит от состояния материнского растения, синхронности развития колосков колоса, погодных условий от цветения и до налива зерна. С момента посева и прорастания семян, имеющих, как правило, 3–4 метамера главной почки зародыша, конусом нарастания вычлняются ещё несколько дополнительных метамеров вегетативной зоны побега, а затем метамеров зачаточного колоса [1, 2].

В процессе морфогенеза побега наблюдаются корреляционные взаимосвязи между деятельностью конуса нарастания, инициацией им новых метамеров и генезисом элементов метамеров – листьев, узлов и междоузлий. Кроме этого могут развиваться и другие элементы метамеров – почки и узловые корни. В итоге зрелая анатомо-морфологическая структура побега растения определяется не только последовательностью развития каждого из элементов

в пределах метамера, но и межметамерными физиологическими взаимодействиями на всём протяжении онтогенеза на фоне тех погодных условий, что наблюдаются в этот период [3].

Стебель пшеницы выполняет множество функций (механическую, проводящую, фотосинтетическую и депонирующую), что отражается в особенностях его анатомической организации [4,5]. С момента создания в 1910 г. саратовской селекционной станции было получено несколько десятков сортов яровой мягкой пшеницы, отличающихся по морфологии побега и продуктивности [6]. Их отличает, как правило, высокая устойчивость к засухе, что проявляется, прежде всего, в ростовых функциях органов растений. Представляет интерес выявить имеющиеся тенденции в развитии стебля на примере стародавних и новых сортов саратовской селекции.

Исследования проводились в полевых условиях селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока. Объектами изучения были 33 сорта, полученные в разные годы учёными лаборатории селекции и семеноводства яровой мягкой пшеницы, лаборатории генетики и цитологии НИИСХ Юго-Востока, Краснокутской и Ершовской опытных станций. Для проведения структурного анализа сортов пшеницы брали в конце вегетации по 30 растений из каждой трёх повторностей, которые затем объединяли в группу и методом случайной выборки отбирали из неё 30 растений. Определение абсолютной скорости роста междоузлий стебля проводилось по формуле  $C = L_2 - L_1 / t_2 - t_1$ , относительной – по формуле  $V = \{L_2 - L_1 / L_1(t_2 - t_1)\} \times 100\%$ , где  $L_1$  и  $L_2$  – длина междоузлия в моменты времени  $t_1$  и  $t_2$  [7]. Статистическую обработку результатов исследований проводили по Б. А. Доспехову [8] с использованием пакета прикладных программ Microsoft Office Excel 2007.

Наиболее целесообразно, на наш взгляд, определить вначале общие закономерности



роста междоузлий на примере Саратовской 36, как сорта, обладающего стабильным по годам репродукций проявлением таких морфологических признаков, как состояние конуса нарастания и соотношение между длиной листьев главной почки зародышей зерновок. В частности, было показано, что конус нарастания главной почки зародыша к концу эмбриогенеза находится в ранней фазе 4-го пластохрона, а отношение длины первого листа ко второму листу равно 2,4. Учитывая это, общие аспекты роста и развития междоузлий лучше исследовать на примере 5-го метамера, т.к. он отсутствует в зародыше зерновки, образуясь конусом нарастания одним из первых дополнительных вегетативных метамеров уже после посева и прорастания семян. Как было отмечено, формированию междоузлия стебля побега предшествует инициация конусом нарастания примордия листа. С момента инициации

язычка, разделяющего примордий в его основании на 2 части – пластинку и влагалище, отмечается пролиферация и растяжение клеток междоузлия. В разные годы вегетации наблюдается некоторое различие параметров определяемых морфологических структур в момент выявления роста междоузлия. В частности, в благоприятных условиях при длине междоузлия 134 мкм длина пластинки 5-го листа составляла 20200 мкм, влагалища листа – 570 мкм; в неблагоприятных условиях при длине междоузлия 200 мкм длина пластинки достигала 54000 мкм, влагалища – 800 мкм. Явно выраженный рост 5-го междоузлия наблюдался на 25–30-й день вегетации пшеницы, что в значительной мере определялось погодными условиями в годы изучения (рис. 1). По завершении роста пластинки и влагалища 5-го листа рост междоузлия еще продолжается некоторое время.

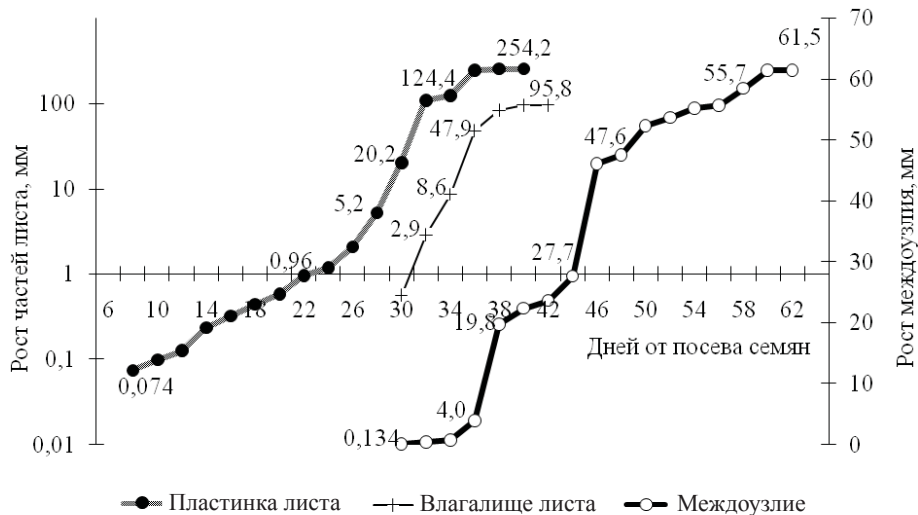


Рис 1. Рост элементов 5-го метамера побега пшеницы Саратовская 36

Средняя продолжительность роста 5-го междоузлия составляет в зависимости от года вегетации растений: 1-й этап (от начала инициации примордия листа до начала формирования лигулы) – от 14 до 22 дней; 2-й этап (от формирования лигулы до завершения роста влагалища) – от 10 до 14 дней; 3-й этап (от окончания роста влагалища до завершения роста междоузлия) – от 14 до 20 дней. Правомочность выделения этих этапов определяется тем фактом, что инициация междоузлия начинается сразу же за инициацией узла [9], который формируется почти одновременно с возникновением и ростом примордия листа.

Рост междоузлия 5-го метамера побега Саратовской 36 в длину соответствует сигмоидной кривой, являющейся примерно одинаковой для

роста всех органов растения и отражающей непрерывный ход роста органа от его начала до прекращения. Для первой фазы роста междоузлия, соответствующей лаг-фазе сигмоидной кривой, характерно постепенное возрастание абсолютной скорости роста. На протяжении этой фазы происходят внутренние изменения, служащие подготовкой к следующей фазе роста – лог-фазе, когда зависимость логарифма скорости роста от времени в оптимальных условиях графически выражается в виде прямой линии. Отражением этих внутренних изменений является локальный максимум относительной скорости роста, отмечаемый в лаг-фазу роста 5-го междоузлия (рис. 2). Второй максимум относительной скорости роста наблюдался в момент достижения



абсолютного максимума абсолютной скорости роста на 38-й день с момента посева. В последующем также отмечено несколько локальных

максимумов относительной скорости роста. Этому предшествовало уменьшение скорости роста 5-го междоузлия (см. рис. 1, 2).



Рис. 2. Рост междоузлия 5-го метамера побега пшеницы Саратовская 36:

По мнению некоторых исследователей [10, 11], абсолютный и локальные максимумы относительной скорости роста отражают качественный путь развития, т.е. процесс дифференциации клеток. По визуальным наблюдениям, это может быть связано, на наш взгляд, с дифференциацией, прежде всего, проводящей системы междоузлия, так как именно в это время закладывается определенное число проводящих пучков, соответствующее их числу в пятом листе метамера побега, а также некоторому их числу из вышележащих, формирующихся метамеров побега [4]. Многовершинный ход кривой относительной скорости роста пластинки и влагалища листа, обнаруженный ранее также у развивающихся листьев льна, дурнишника, люпина [12], возможно, также отражает существующую очередность в дифференциации отдельных типов клеток. Третья фаза роста междоузлия 5-го метамера побега соответствует фазе постепенного снижения скорости роста и затем его прекращения. Установлено, что максимальные значения абсолютной скорости роста структур и элементов 5-го метамера распределяются в следующей очередности – пластинка листа, влагалище листа, междоузлие. Данная тенденция наблюдалась при различных погодных условиях в период вегетации растений.

Рост и развитие каждого из междоузлий стебля пшеницы происходит при разном онтогенетическом состоянии конуса нарастания и других развивающихся частей побега, что может

отражаться в специфике проявления признаков, по которым мы проводим их сравнение – продолжительности и скорости роста. В частности, при анализе продолжительности роста и развития междоузлий стебля побега Саратовской 36 в соответствии с принятым нами поэтапным протеканием данного процесса установлено, что каждому из междоузлий присущи свои особенности. Причем по годам вегетации продолжительность этапов роста и развития каждого из междоузлий может существенно различаться. Метамерные особенности проявлялись в абсолютной и относительной скорости роста междоузлий. Например, в разные годы вегетации максимальные значения абсолютной скорости роста междоузлий у Саратовской 36 составляли: 2-го – 0,05 – 0,128 мм /день; 3-го – 0,2–0,31; 4-го – 1,1–1,9; 5-го – 7,85–9,2; 6-го – 12,0–18,65; 7-го – 16,8–17,5; 8-го – 23,45–57,5 мм/день.

Метамерные особенности роста и развития междоузлий метамеров в конечном итоге отражаются и в их морфологическом выражении по завершении данных процессов. Среди исследуемых 33 сортов яровой мягкой пшеницы наиболее короткими являлись междоузлия, расположенные между 1-м и 2-м, 2-м и 3-м, 3-м и 4-м узлами стебля. Их длина в среднем составляет 1–2 мм для первых двух из них, от 1 до 13 мм – для 3-го междоузлия. В совокупности эти короткие междоузлия и узлы образуют своеобразный узел кушения, где доминирующими процессами



будут инициация и развёртывание боковых побегов в пазухах листьев и гистогенез узловых корней в случае достаточных запасов влаги в почве. Успешности этих процессов способствуют морфологические особенности нижних листьев побега, для которых характерно сравнительно одинаковые значения длины влагалища: 1-го листа – 35–40 мм, 2-го – 40–45, 3-го – 50–55 мм. Для последующих листьев характерно значительное варьирование длины влагалища: 4-го листа – от 70 до 80 мм, 5-го – от 75 до 90, 6-го – от 85 до 110, 7-го – от 120 до 160 мм. Примечательно, что наибольшая длина 3-го междоузлия наблюдалась у стародавних сортов – Полтавки, Лютесценс 62 и Саррубра. Учитывая взаимовлияние элементов в пределах одноименного метамера, этим сортам,

очевидно, свойственна меньшая способность к образованию хорошо развитого бокового побега в пазухе 3-го листа.

Другие расположенные выше междоузлия существенно различаются по длине при общей тенденции их возрастания от нижних к верхним метамерам. В частности, длина междоузлий по завершении их роста и развития составляла в среднем у исследуемых сортов яровой мягкой пшеницы: 4-го – 36 мм, 5-го – 83, 6-го – 144, 7-го – 261, 8-го – 314 мм. Однако для каждого из сортов наблюдались свои особенности по длине междоузлий стебля, при этом размах варьирования по этому признаку развития для каждого из междоузлий составлял: 4-го – 38 мм, 5-го – 35, 6-го – 81, 7-го – 151, 8-го – 191 мм (рис. 3).

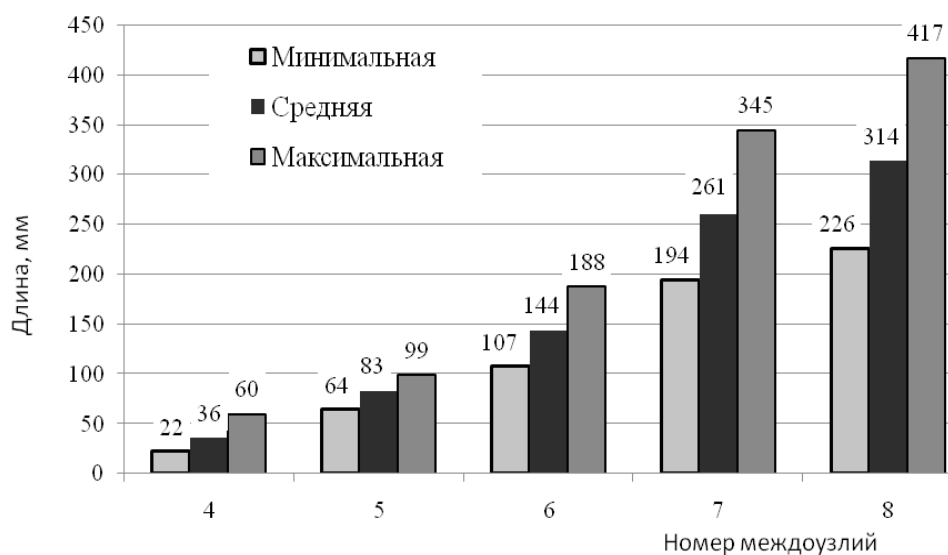


Рис. 3. Длина междоузлий стебля яровой мягкой пшеницы по группе сортов саратовской селекции, мм (2011 г.)

Важным сортоспецифическим признаком, на наш взгляд, является число растений в агропопуляции с 8 междоузлиями стебля (таблица).

Тот факт, что рост междоузлия происходит снизу вверх, от ниже расположенного узла к вышерасположенному узлу [13], говорит о существенной разнице сортов по доле флагового (8-го) листа в общей площади листьев. Среди 33 исследуемых сортов яровой мягкой пшеницы примерно у 1/3 из них отмечено 60% растений и более, имеющих 8-й лист. У таких сортов, как Альбидум 31 и ЮВ-4, число восьмиллистных растений составляло 83 и 87% соответственно.

Принимая во внимание взаимозависимость между морфогенезом листа и междоуз-

лия, следует предположить, что в условиях, ограничивающих рост первого из них, могут наблюдаться морфологические и анатомические различия в междоузлиях одноименных метамеров. В таком случае, по результатам анализа структуры урожая с одновременным определением длины междоузлий, ретроспективно можно оценить развитие листьев, которые, как правило, засыхают к моменту завершения вегетации растений. Однако при этом следует учитывать ещё как минимум три фактора, оказывающих влияние на рост междоузлия: 1) наличие генов короткостебельности; 2) погодные условия; 3) донорно-акцепторные отношения между формирующимся колосом и стеблем.


**Морфологическая структура стебля главного побега пшеницы сортов саратовской селекции, 2011 г.**

Сорт	Число растений с 8 междоузлиями, %	Длина междоузлий, %				Длина 2 верхних междоузлий, %
		4-го	5-го	6-го	7-го	
Полтавка	0	8	14	29	48	77
Лютесценс 62	0	9	15	28	47	74
Саррубра	53	6	13	21	36	72
Эритроспермум 82/02	37	5	13	22	41	75
Эритроспермум 841	13	5	15	27	48	77
Альбидум 43	33	6	14	25	40	74
Саратовская 29	57	6	12	20	37	72
Саратовская 36	17	6	13	24	47	77
Саратовская 42	53	6	11	21	37	74
Саратовская 52	17	7	16	26	42	73
Саратовская 55	60	4	11	19	38	74
Саратовская 56	43	5	12	22	40	75
Саратовская 58	37	5	13	21	43	76
Саратовская 60	40	5	13	22	43	75
Саратовская 62	13	6	14	24	49	77
Саратовская 64	37	5	14	23	40	74
Саратовская 66	37	6	13	21	42	75
Саратовская 68	50	4	11	19	39	77
Саратовская 70	53	5	11	21	38	74
Саратовская 71	63	5	11	20	34	72
Саратовская 72	50	5	12	22	37	73
Саратовская 73	53	5	11	20	39	75
Саратовская 74	73	5	11	19	31	72
Альбидум 28	73	5	10	17	32	73
Альбидум 29	67	4	12	21	35	73
Альбидум 31	83	4	10	16	29	73
Альбидум 32	33	5	13	24	42	76
Добрыня	57	6	13	19	34	71
Фаворит	70	5	10	19	29	74
ЮВ-2	60	5	12	21	37	72
ЮВ-4	87	3	10	16	30	73
Прохоровка	70	5	11	20	34	71
Ершовская 32	47	4	13	22	39	75

Как показали исследования, несмотря на значительные различия сортов по абсолютной длине 4-го и последующих междоузлий (см. рис. 3), их доля от длины стебля варьирует меньше. В частности, размах варьирования по относительной длине междоузлий (в % от

абсолютной длины стебля) составлял: 4-го – 6, 5-го – 6, 6-го – 13, 7-го – 20. Относительная длина 2 верхних междоузлий составляла среди исследуемых сортов от 71 (Прохоровка, Добрыня) до 77 (Полтавка, Эритроспермум 841, Саратовская 36, Саратовская 62, Саратов-



ская 68) %, тогда как абсолютная длина варьировала от 365 (Саратовская 52) до 569 (Саратовская 36) мм (см. таблицу).

### Список литературы

1. Морозова З. А. Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М.: МГУ, 1986. 164 с.
2. Степанов С. А., Танайлова Е. А., Горюнов А. А. Развитие листьев зародыша зерновок яровой пшеницы // Вестн. СГАУ. 2008. № 8. С.29–32.
3. Степанов С. А., Коробко В. В., Дахтоян Ю. В. Трансформация межметамерных отношений в онтогенезе побега пшеницы // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2005. Т. 5, вып. 2. С. 33–36.
4. Patrick J. W. Vascular system of the stem of the wheat plant. 2. Development // Austral. J. Bot. 1972. Vol. 20, № 1. P. 65–78.
5. Евдокимова О. А., Кумаков В. А. Сортовые особенности накопления и распределения сухого вещества в растениях яровой мягкой пшеницы // Сельскохозяйственная биология. 2002. № 5. С. 32–42.
6. Кумаков В. А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М.: Агропромиздат, 1985. 270 с.
7. Williams R. F. The shoot apex and leaf growth: a study in quantitative biology. L., ; N.Y.: Camb. Univ. Press., 1975. 256 p.
8. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 352 с.
9. Kaufman P. B. Development of the shoot of *Oryza sativa* L. 2. Leaf histogenesis // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. P. 277–286.
10. Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. Л.: Наука, 1978. Т. 1. 254 с.
11. Батыгин Н. Ф. Онтогенез высших растений. М.: Агропромиздат, 1986. 100 с.
12. Ковалев А. Г., Обручева Н. В. Клеточный анализ S-кривой роста корня. Особенности деления и растяжения клеток в корнях конского каштана // Онтогенез. 1977. Т. 8, № 4. С. 397–404.
13. Ордина Н. А. О методике изучения меристематической деятельности // Доклады АН СССР. 1952. Т. 84, № 4. С. 825–828.

УДК 58.02+582.67

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПРОСТРЕЛА РАСКРЫТОГО И ПРОСТРЕЛА ЛУГОВОГО

О. В. Косюкова<sup>1</sup>, Н. А. Петрова<sup>2</sup>, М. В. Степанов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Саратовский государственный университет

<sup>2</sup>Учебно-научный центр «Ботанический сад»

Саратовского государственного университета

E-mail: Nasch-1@yandex.ru

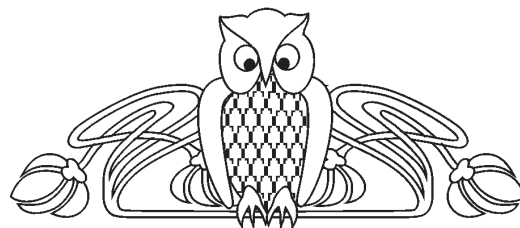
Показан высокий уровень изменчивости таких признаков, как число генеративных побегов и число листьев в розетке прострелов лугового и раскрытого на территории Саратовской области в естественных условиях и в коллекции УНЦ «Ботанический сад» Саратовского государственного университета. Более постоянными являются параметры цветка. Наибольшие показатели отмечены у культивируемых растений. Особи исследуемых растений лучше развиваются на каменистых бескарбонатных почвах по сравнению с песчаными.

**Ключевые слова:** прострел раскрытый, прострел луговой, морфологические параметры, изменчивость.

### Variability of Some Morphological Parameters of Plants in Populations of *Pulsatilla Patens* and *Pulsatilla Pratensis*

O. V. Kosjukova, N. A. Petrova, M. V. Stepanov

High level of variability of characteristics such as the number of generative shoots and the number of leaves in rosette *Pulsatilla*



*pratensis* and *Pulsatilla patens* in the Saratov region in vivo and in the collection of the «Botanical Garden» of Saratov State University shown. Flower characteristics are more permanent. Highest rates were observed for cultivated plants. Plants develop better on stony soils compared with sandy.

**Key words:** *Pulsatilla patens*, *Pulsatilla pratensis*, morphological parameters, variability.

В Саратовской области обитают два вида прострелов – раскрытый (*Pulsatilla patens* (L.) Mill) и луговой (*P. pratensis* (L.)). Оба они обыкновенны в Правобережье области, в Левобережье встречаются изредка. Также в области встречается стерильный гибрид – прострел Юзепчука (*P. juzepeczukii* Tzvel) [1]. Оба вида занесены в Красную книгу Саратовской области и имеют статус 2 (V) – уязвимый вид [2]. Кроме